

## ВВЕДЕНИЕ

Известно, что нелинейные динамические системы, даже небольшой размерности, могут демонстрировать весьма сложное поведение [1]. В частности, в них возможны хаотические режимы различных типов. Динамика в разных областях фазового пространства может существенно отличаться. Рассмотрим пример такой системы малой размерности, имея в виду, что методы её анализа могут быть применены и к более сложным задачам.

В частности, ряд методов решения задач большой размерности основан на том, что фазовое пространство динамических систем зачастую неоднородно: состояние системы в определённых областях фазового пространства может быть с приемлемой точностью охарактеризовано небольшим количеством переменных, составляющих *проекцию малой размерности*. Прочие переменные могут быть подчинены переменным проекции (называемым *параметрами порядка*) и/или несущественны, с точки зрения описания системы в рамках решаемой задачи. Общность этой ситуации показывает теория самоорганизации, или синергетика, где такое поведение часто связывают с *принципом подчинения* короткоживущих мод долгоживущим.

Проекция малой размерности может иметь смысл на всём фазовом пространстве и в широком классе задач, как это имеет место, например, во многих физических системах. Также возможны более сложные случаи, когда проекции малой размерности могут использоваться в ограниченных областях фазового пространства, причём в разных областях проекции необязательно одинаковы. Примером последнего являются автономные системы с чередующейся медленно-быстрой динамикой: лазеры, сложные пищевые цепи в биологии, колебательные химические реакции, и др. Фазовые переменные таких систем могут делиться на медленно меняющиеся и быстро меняющиеся. Тогда в фазовом пространстве выделяются зоны медленного движения, где медленно меняющиеся переменные являются параметрами порядка, и зоны быстрого движения, где медленно меняющиеся переменные играют роль параметров.

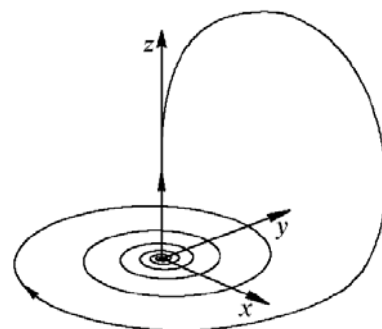
К системам, демонстрирующим медленно-быструю динамику, относятся многие сингулярно возмущённые системы обыкновенных дифференциальных уравнений, иерархизированные по характерным временам изменения переменных в силу наличия малых параметров при производных. Как известно, решение такой системы, в соответствии с теоремой Тихонова [2,3,4], стремится к решению вырожденной системы, в которой соответствующие параметры взяты равными нулю.

Целью данного обзора является рассмотрение поведения математической модели тритрофной пищевой цепи (то есть, системы популяций трёх видов, образующих простейшую трёхуровневую пищевую пирамиду). Описываемая *система Розенцвейга-Макартура* [5] представляет собой модификацию модели Вольтерра «хищник-жертва». Предполагается наличие трёх взаимодействующих популяций: *жертвы*, *хищника* и *суперхищника*. Популяции ведут себя следующим образом. Численность жертв в отсутствие хищника растёт логистически. Хищники питаются жертвами, причём при

истреблении жертв и при размножении хищников учитывается эффект насыщения хищников (увеличение численности жертв, начиная с определённого уровня, не приводит к увеличению их потребления хищниками). В отсутствие жертв хищники вымирают экспоненциально. Суперхищники существуют за счёт потребления хищников, при этом также учитываются эффекты насыщения и вымирания в отсутствие пищи. Как правило, в таких тритрофных цепях имеется три различных характерных времени изменения численности популяций: скорость изменения численности жертв наибольшая, а суперхищников – наименьшая.

Рассматриваемая система, несмотря на внешнюю простоту и небольшую размерность, в зависимости от значений параметров демонстрирует большое разнообразие режимов, в число которых входят хаотические режимы различных типов [5,6,7,8]. Нас, прежде всего, интересует режим с наличием хаотического аттрактора шильниковского типа. Последний имеет место при выполнении условий теоремы Шильникова о петле сепаратрисы седлофокуса [9,10,11,12,13]. Это означает, что имеет место особая точка типа седлофокус, лежащая на гомоклинической фазовой траектории, называемой петлёй сепаратрисы седлофокуса (рис. 1), причём скорость ухода от особой точки по неустойчивому направлению превышает скорость приближения по устойчивым направлениям.

Примеры аттракторов шильниковского типа можно наблюдать в ряде математических моделей нейронов [14], химических реакций [15], и т.д. В модели Розенцвейга-Макартура шильниковский хаос имеет место, когда скорости изменения численности хищников и суперхищников совпадают по порядку величины, а скорость изменения численности жертв велика по сравнению с ними [6]. В этом случае, соответствующая система дифференциальных уравнений будет сингулярно возмущена.



**Рис. 1. Петля сепаратрисы седлофокуса**

Разновидность фазовой траектории, необходимая для наличия аттрактора шильниковского типа (рис. из [12])

## СИНГУЛЯРНЫЕ ВОЗМУЩЕНИЯ

Поскольку в дальнейшем рассматривается сингулярно возмущённая система Розенцвейга-Макартура, обсудим данную разновидность задач более подробно.

Сингулярно возмущённые системы представляют собой обширный и важный класс моделей, первоначально связанных с неравномерными переходами от одних физических характеристик к другим (задачи теории нелинейных колебаний, теории автоматического регулирования и пр.). Их решение, в общем случае, является приближённым (асимптотическим) и требует наличия дополнительной информации об исследуемой системе. Следует особо отметить вклад научной школы академика А.Н. Тихонова в области постановки таких задач и создания методов их решения [2,3].

Пусть имеется некоторая система (объект исследования), для которой построена модель, позволяющая решать определённый класс задач. Зачастую рассматривается возможность расширения области применения модели посредством учёта каких-либо свойств системы, ранее считавшихся несущественными. Примером такой ситуации является расчёт движения планеты с учётом влияния других планет.

В существующую модель можно внести изменения (дополнительные малые параметры, члены уравнения и т.п.), называемые *возмущениями*. В этом случае полученная модель называется *возмущённой*, а исходная, соответственно *невозмущённой*. В дальнейшем ограничимся рассмотрением возмущений систем дифференциальных уравнений.

Предметом классической теории возмущений являются так называемые *регулярные возмущения* [4]. Рассмотрим пример невозмущённой задачи  $A_0$  в виде задачи Коши для системы дифференциальных уравнений на ограниченном промежутке времени

$$A_0: \begin{cases} \dot{x} = f(x, t) \\ x(0) = x_0 \\ 0 \leq t \leq T \end{cases},$$

где  $x$  –  $n$ -мерный вектор, и  $\bar{x}_0(t)$  – её решение. Пусть имеется некоторая возмущённая задача

$$A_\varepsilon: \begin{cases} \dot{x} = f(x, t, \varepsilon) \\ x(0, \varepsilon) = x_0 \\ 0 \leq t \leq T \end{cases}, \quad (1)$$

где  $\varepsilon$  – малый безразмерный параметр, причём  $\varepsilon \ll 1$ , а  $f(x, t, 0) \equiv f(x, t)$ . Решение возмущённой задачи обозначим  $\bar{x}(t, \varepsilon)$ . Естественным было бы предположить, что при малых  $\varepsilon$  решение  $\bar{x}(t, \varepsilon)$  должно мало отличаться от  $\bar{x}_0(t)$ . В большом количестве практически важных случаев, это действительно так, а именно: если функция  $f(x, t, \varepsilon)$  в некоторой области своих аргументов имеет непрерывные и ограниченные частные производные по  $x$  и по  $\varepsilon$  до  $(n+1)$ -го порядка включительно, то существует  $\hat{T}$ , такое, что для  $t \in [0, \hat{T}]$  выполняется равенство

$$\bar{x}(t, \varepsilon) = \sum_{k=0}^n \frac{\varepsilon^k}{k!} \bar{x}_k(t) + O(\varepsilon^{n+1}), \quad (2)$$

где  $\bar{x}_k(t)$  при  $k > 0$  суть некоторые функции, не зависящие от  $\varepsilon$ . Задача (1), подчиняющаяся этим требованиям, называется *регулярно возмущённой*. Также говорят, что имеет место *регулярная зависимость* решения возмущённой задачи от  $\varepsilon$ .

Заметим, что, если  $f(x, t, \varepsilon)$  имеет непрерывные и ограниченные частные производные любого порядка, то  $\bar{x}(t, \varepsilon)$  будет представлен рядом вида (2), и этот ряд может расходиться при фиксированном  $\varepsilon$ , но при этом быть *асимптотическим* [16]. Это означает, что первые  $N$  ( $N$  фиксировано) членов ряда представляют  $\bar{x}(t, \varepsilon)$  с ошибкой, которая может быть сделана произвольно малой путём выбора достаточно малого значения  $|\varepsilon|$ . Известен следующий экспериментальный результат: выбор  $N$  таким образом, чтобы  $N$ -й член ряда был наименьшим, обеспечивает экспоненциальную точность, то есть, с уменьшением  $|\varepsilon|$  ошибка уменьшается экспоненциально [17]. Таким образом, даже если решение возмущённой задачи нельзя вычислить с произвольной степенью точности (в практических приложениях малость  $\varepsilon$  ограничена хотя бы машинной точностью), всё же можно получить хорошее качественное описание изучаемого процесса.

Возможен также случай, когда выполняются более сильные требования к возмущённой задаче, предъявляемые теоремой Пуанкаре [18] об аналитичности решений по параметру, которая утверждает, что, если правая часть уравнения (1) является на всей области определения аналитической функцией всех своих аргументов (то есть, по определению, функцией, разлагающейся в ряд Тейлора по степеням аргументов, сходящийся к самой функции на всей области определения [19]), то решение возмущённой задачи при достаточно малом  $\varepsilon$  может быть представлено как ряд вида (2), сходящийся равномерно на всём промежутке  $0 \leq t \leq T$ .

Если возмущение нарушает требования регулярности, то задача называется *сингулярно возмущённой* [4] (в принятой терминологии слово «сингулярный» выступает синонимом слова «нерегулярный»). В частности, это имеет место, если  $f(x, t, \varepsilon)$  зависит от  $\varepsilon$  разрывно или негладко. Структура решения сингулярно возмущённой задачи обычно меняется при выполнении предельного перехода при  $\varepsilon \rightarrow 0$ .

В практических задачах могут встречаться сингулярности различной природы. В частности, источником сингулярности может быть приближённое описание таких физических явлений, как разрывы, быстрые переходы, краевые эффекты, и т.п. Явления такого рода математически описываются, как правило, с помощью неравномерной сходимости, а соответствующие дифференциальные уравнения содержат большие или малые параметры при старшей производной.

Простейшим внешним признаком сингулярного возмущения для дифференциальных уравнений является наличие малого параметра при старшей производной. Более общий признак можно использовать для задач, сформулированных в терминах дифференциальных операторов: если область определения исходного оператора шире, чем область определения возмущённого оператора, то задача является сингулярно возмущённой [20].

В качестве примера сингулярно возмущённой задачи можно рассмотреть следующую систему дифференциальных уравнений с малым параметром  $\varepsilon$  – множителем при части производных:

$$\begin{cases} \varepsilon \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases} \quad (3)$$

Здесь  $x \equiv (x_1, \dots, x_k)^T$  и  $y \equiv (y_1, \dots, y_l)^T$  – вектора размерности  $k$  и  $l$ , соответственно, а  $f \equiv (f_1, \dots, f_k)^T$  и  $g \equiv (g_1, \dots, g_l)^T$  – вектор-функции. Фазовое пространство данной системы, имеющее размерность  $k + l = n$ , обозначим  $R^n$ .

Пусть также даны начальные условия:

$$\begin{cases} x(0) = x_0 \\ y(0) = y_0 \end{cases} \quad (4)$$

Система алгебраических и дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} 0 = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases} \quad (5)$$

получающаяся при выполнении предельного перехода при  $\varepsilon \rightarrow 0$  в (3), называется *вырожденной системой* [4], соответствующей системе (3).

Перемасштабирование времени  $\tau = t/\varepsilon$  ( $\tau$  также называют *быстрым временем*) и предельный переход при  $\varepsilon \rightarrow 0$  даёт систему

$$\frac{\partial x}{\partial \tau} = f(x, y), \quad (6)$$

называемую *присоединённой*. В этой системе вектор  $y$  является параметром (при выполнении предельного перехода дифференциальное уравнение для  $y$  в системе (3) в новом масштабе времени принимает вид  $\dot{y} = 0$ ).

Можно видеть, что, в общем случае, ни при каких сколь угодно малых  $\varepsilon$  решение задачи Коши (3)-(4) невозможно аппроксимировать решением вырожденной системы (5), хотя бы потому, что нельзя рассчитывать на соблюдение последней начальных условий (4) (по условиям задачи, равенство  $f(x_0, y_0) = 0$  не обязано выполняться). Тем не менее, решение системы (5), при выполнении ряда условий, можно использовать в качестве основы для построения такой аппроксимации.

Во-первых, можно потребовать, чтобы алгебраическое уравнение

$$f(x, y) = 0 \quad (7)$$

имело изолированный корень  $x = f^{-1}(\bullet, y)$  при любых  $y$  (строго говоря, корень не обязан быть единственным, и вопрос выбора корня для построения приближённого решения представляет собой отдельный раздел теории). Данный корень будет особой точкой для присоединённой системы (6). Попутно заметим, что уравнение (7) определяет в пространстве  $R^n$   $l$ -мерную гиперповерхность  $\Gamma$ , которая содержит все траектории вырожденной системы (5).

Во-вторых, можно потребовать, чтобы особая точка  $x=f^{-1}(\cdot, y)$  была асимптотически устойчивой при любых фиксированных  $y$ .

При выполнении перечисленных условий, система (3) относится к классу так называемых *тихоновских систем* [21]. Если, кроме того, выполняется *условие притяжения* (то есть, точка  $x_0$  попадает в область притяжения особой точки  $f^{-1}(\cdot, y_0)$  присоединённой системы), условие разрешимости задач Коши для систем (3), (5) и (6), а также условие ограниченности траекторий системы (3) некоторой конечной областью пространства на заданном конечном интервале времени, то решение задачи (3)-(4) может быть представлено в виде

$$\begin{pmatrix} \bar{x}(t, \varepsilon) \\ \bar{y}(t, \varepsilon) \end{pmatrix} = \sum_{k=0}^{\infty} \varepsilon^k \left( \begin{pmatrix} \bar{x}_k(t) \\ \bar{y}_k(t) \end{pmatrix} + \Pi_k(\tau) \right).$$

Функции  $\Pi_k(\tau)$  называются *пограничными функциями*, или *функциями типа пограничного слоя* [20], или, для краткости,  $\Pi$ -функциями. В этом случае ряд, аналогичный ряду (2), называется *регулярным рядом* или *регулярной частью асимптотики*, а ряд

$$\sum_{k=0}^{\infty} \varepsilon^k \Pi_k(\tau)$$

– *погранслоем рядом* или *погранслоевой частью асимптотики* [3].  $\Pi$ -функции существенно отличны от нуля только в *пограничном слое* [4], то есть, вблизи  $\tau = 0$ , и экспоненциально затухают с ростом  $\tau$ . Если главный член регулярного ряда (здесь задействуется решение вырожденной системы) является асимптотическим приближением для решения возмущённой задачи вне пограничного слоя, то, чтобы получить асимптотическое приближение для  $(\bar{x}(t, \varepsilon), \bar{y}(t, \varepsilon))^T$  на всём промежутке  $0 \leq t \leq T$ , нужно взять сумму главных членов регулярного и погранслоеного рядов.

Для системы (3) при  $\varepsilon > 0$  характерно наличие *быстрой и медленной динамики*. Действительно, скорость, очевидным образом, равна

$$v = \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{\varepsilon} f(x, y) \\ g(x, y) \end{pmatrix}.$$

Отсюда следует, что на удалении от определяемой уравнением (7) гиперповерхности  $\Gamma$ , где абсолютная величина  $f(x, y)$  отлична от 0, составляющая фазовой скорости, связанная с вектором  $x$ , велика в силу малости  $\varepsilon$ , то есть, имеет место *быстрое движение*. При  $\varepsilon \rightarrow 0$  вектор фазовой скорости, соответствующий быстрому движению, направлен параллельно пространству, заданному уравнением  $y = 0$ . Вблизи  $\Gamma$ , соответственно, имеет место *медленное движение*, так как обе составляющие фазовой скорости сравнимы.

С учётом сказанного, вектор  $x$  называют *быстрой* (*быстро меняющейся*) *переменной* (при покоординатном рассмотрении говорят о составляющих его  $k$  быстрых переменных), а вектор  $y$  – *медленной* (*медленно меняющейся*) *переменной*. Систему

$$\varepsilon \dot{x} = f(x, y) \quad (8)$$

размерности  $k$ , соответствующую присоединённой системе (6), называемую *системой уравнений быстрого движения* [18]. При этом считается, что изображение гиперповерхности  $\Gamma$  представляет собой диаграмму положений равновесия системы (8).

Итак, движение фазовой точки системы (3) можно описать следующим образом. Точка, находящаяся на удалении от  $\Gamma$ , перемещается в соответствии с уравнением (8). При этом, она либо уходит на бесконечность, либо быстро достигает устойчивого положения равновесия системы уравнений быстрого движения, попадая таким образом в  $\varepsilon$ -окрестность гиперповерхности  $\Gamma$ . Далее, имеет место медленное движение вблизи  $\Gamma$ , что эквивалентно динамике системы (8) при медленном изменении параметра  $y$ . Характер движения фазовой точки вдоль  $\Gamma$  сохраняется вплоть до момента, когда будет достигнуто некоторое бифуркационное значение параметра  $y$ , в результате чего положение равновесия системы (8) исчезнет или утратит устойчивость. После этого фазовая точка покинет  $\varepsilon$ -окрестность  $\Gamma$  и вновь начнёт быстрое движение, и так далее. Заметим, что если чередование стадий медленного и быстрого движения сопровождается возникновением замкнутой фазовой траектории, то соответствующее периодическое решение системы (3) называют *релаксационными колебаниями* [18].

Область на гиперповерхности  $\Gamma$ , образованную устойчивыми положениями равновесия системы (8), будем называть *устойчивой областью*  $\Gamma$ . Точка  $A \equiv (x^T, y^T)^T \in \Gamma$  принадлежит устойчивой области (положение равновесия является устойчивым), если отрицательны действительные части всех собственных значений матрицы

$$J_x f(A) \stackrel{def}{=} \left( \frac{\partial}{\partial x_j} f_i(A) \right), \quad i, j = 1, \dots, k,$$

представляющей собой якобиан функции  $f$ , если считать  $y$  параметром. Совокупность точек, в которых выполняется соотношение

$$\det J_x f = 0, \quad (9)$$

называется *линией срыва*. Если дана вырожденная система (5) с начальными условиями на гиперповерхности  $\Gamma$ , то, в силу теоремы о неявной функции, её решение может быть построено только при условии однозначной разрешимости уравнения (7) относительно  $x$ . Это означает, что решение определено, пока фазовая точка движется вдоль  $\Gamma$ , вплоть до момента достижения линии срыва.

Доопределим решение вырожденной системы следующим образом. Допустим, фазовая точка достигает линии срыва в точке  $S$ . Зафиксируем в этой

точке значение  $u$  и рассмотрим систему уравнений быстрого движения (8). Пусть  $u$  неё есть траектория, ведущая из положения равновесия, соответствующего  $S$ , в какое-то другое устойчивое положение равновесия, соответствующее точке  $P$  фазового пространства вырожденной системы (5). Тогда будем считать, что фазовая точка вырожденной системы, достигнув  $S$ , мгновенно переходит в  $P$ . Точку  $S$  в этом случае называют *точкой срыва*, а  $P$  – *точкой падения*, следующей за этой точкой срыва. Полученное решение носит название *разрывного решения вырожденной системы* [18], и при определённых условиях, оговариваемых теоремой Тихонова [2,3,4], рассматривается как предельный случай решения исходной системы при  $\varepsilon \rightarrow 0$ .

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА

Прежде, чем рассматривать поведение модели Розенцвейга-Макартура, приведём необходимые определения, укажем используемые приближения и учитываемые факторы, а также обсудим поведение моделей более простых экосистем.

Модели пищевых цепей в биологии – класс систем, весьма любопытный с точки зрения изучения сложной динамики. Будучи сравнительно просто устроенными, они, в то же время, могут демонстрировать довольно разнообразное, сложное и интересное поведение.

В качестве элементарного объекта будем рассматривать *популяцию (сообщество)* – совокупность особей одного вида. Главной характеристикой популяции будем считать её *численность*  $x$ , а основной функцией – *размножение (авторепродукция)*. Будем подразумевать наличие у популяций следующих свойств:

*Непрерывность.* Предполагается, что количество особей в популяции велико по сравнению с погрешностями округления, и численность популяции можно считать величиной непрерывной, что позволяет использовать дифференциальные уравнения для моделирования поведения популяции. В случае же моделирования с помощью отображений (модели с дискретным временем), это свойство не является необходимым.

*Однородность.* Зачастую, популяции (особенно, если речь идёт о сообществах сложных организмов) структурированы с учётом возрастных, половых, социальных, генотипических и прочих различий. Свойство однородности означает абсолютную идентичность особей и отсутствие у популяции внутренней структуры.

*Локальность (сосредоточенность, полное перемешивание).* Предполагается отсутствие каких-либо пространственных эффектов, то есть, исследуется зависимость численности популяции исключительно от времени:  $x = x(t)$ . Пространственные переменные в модель не входят. По этой причине, термины «численность популяции» и «плотность популяции» далее употребляются как синонимы.

*Автономность.* Данный термин будем употреблять в том же смысле, что и в теории дифференциальных уравнений. Будем считать, что условия обитания, а также характер взаимодействия сообщества с другими сообществами и со



средой обитания не зависят от времени. В частности, имеется в виду отсутствие зависимости от времени способности особей к размножению. Также сделаем предположение об отсутствии внешних воздействий на популяцию, таких, как изменения климата, мутагенные воздействия, сезонный промысел и т.п. Будем учитывать только воздействия других сообществ, а также изменения среды обитания в результате жизнедеятельности самой популяции.

Заметим, что всем перечисленным ограничениям строго удовлетворяют только модельные ситуации, например, эксперименты с колониями бактерий в термостате с перемешиванием. Тем не менее, как показывает практика, получаемые модели применимы и к более сложным сообществам.

Представления о ряде свойств сообщества и среды обитания можно получить, рассматривая простейший случай – *изолированную популяцию*, то есть популяцию, не взаимодействующую ни с какими другими. В данном случае, для описания динамики численности популяции (в условиях сделанных предположений) достаточно единственного уравнения вида

$$\dot{x} = F(x) \equiv xf(x),$$

называемого *моделью роста популяции*, или *уравнением популяционного баланса*. Функция  $F(x)$  называется *абсолютной скоростью размножения особей*, а будучи отнесённой к численности популяции – *удельной скоростью размножения*  $f(x)$ .

Усложняя модель, предполагают, что процессы рождения и гибели особей описываются разными функциями:

$$\dot{x} = x(b(x) - d(x)). \quad (10)$$

Здесь, помимо функции скорости размножения  $b(x)$ , в модель вводится функция *скорости смертности*  $d(x)$ .

Вид функций размножения и смертности определяется, исходя из учитываемых *элементарных факторов*. В простейшем случае считается, что скорости размножения и смертности постоянны:  $f(x) = \text{const}$ . Отсюда следует классическое *уравнение Мальтуса* [22,23,24,25]

$$\dot{x} = x(b - d) = ax. \quad (11)$$

Здесь  $a$  – так называемый *мальтузианский коэффициент*, или *коэффициент размножения*, или *удельная скорость роста (per-capita growth rate)*. При положительных значениях  $a$  имеет место неограниченный экспоненциальный рост популяции, а при отрицательных – экспоненциальное вымирание.

В рассмотренных выше простейших моделях, если популяция растёт, а не вымирает, то она растёт неограниченно. На практике, как известно, подобного не наблюдается, в силу наличия ряда факторов, ограничивающих рост изолированной популяции. Самым простым, распространённым и важным из таких ограничивающих факторов является *ограничение на ресурсы* – пищу, воду, энергию, жизненное пространство, удаление отходов. Данное

ограничение приводит к *внутривидовой конкуренции за ресурсы*, результатом чего является уменьшение скорости размножения и/или увеличение скорости смертности с ростом популяции. Проще всего было бы предположить, что ограничивающее влияние численности популяции на размножение и смертность линейно:

$$\begin{aligned} b(x) &= b_0(x) - e_b x \\ d(x) &= d_0(x) + e_d x \end{aligned}$$

Подстановка в (10), с учётом (11), даёт уравнение Ферхюльста-Пирла, или *логистическое уравнение* [22,23,24,25]

$$\dot{x} = ax - ex^2 = ax \left( 1 - \frac{x}{K} \right),$$

где  $e$  называется *коэффициентом внутривидовой конкуренции*. Параметр  $K \equiv a/e$  именуется *ёмкостью экологической ниши популяции*, так как в пределе при  $t \rightarrow \infty$  численность сообщества стабилизируется на уровне  $x = K$ .

Перейдём к рассмотрению моделей, учитывающих наличие нескольких взаимодействующих популяций. Из всех типов межвидовых отношений [26] нас, прежде всего, интересуют *трофические отношения – паразитизм, хищничество*, поедание растений: увеличение биомассы популяции 2 за счёт уменьшения биомассы популяции 1 (различные термины используются в зависимости от деталей процесса перераспределения биомассы). Вид, увеличивающий биомассу в результате взаимодействия, будем называть *хищником*, а вид, уменьшающий биомассу – *жертвой*.

В отличие от случая изолированной популяции, для описания совокупности взаимодействующих популяций требуется система дифференциальных уравнений вида

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = F_1(x_1, \dots, x_N) \equiv x_1 f_1(x_1, \dots, x_N) \\ \dots \\ \dot{x}_N = F_N(x_1, \dots, x_N) \equiv x_N f_N(x_1, \dots, x_N) \end{cases}, \quad (12)$$

где  $N$  – количество взаимодействующих популяций,  $x_i$  – их численности,  $F_i$  – абсолютные скорости размножения особей вида  $i$ , а  $f_i$  – удельные скорости размножения. Уравнения системы должны включать члены, отвечающие за межпопуляционное взаимодействие; их вид определяется на основе перечня учитываемых элементарных факторов.

Пусть дана простейшая экосистема, состоящая из двух взаимодействующих видов, один из которых играет роль хищника, а другой – жертвы. Для построения её математической модели необходим учёт, как минимум, следующих элементарных факторов.

*Размножение жертв.* Как и в случае изолированной системы, уравнение для жертвы должно включать член, отвечающий за размножение (жертва является источником биомассы). Также говорят, что популяция жертв обладает

свойством *автотрофности*, то есть, будучи изолированной, способна размножаться.

*Вымирание хищников.* В отсутствие пищи (жертв) уравнение для хищника выглядит как  $\dot{x} = -d(x)$ , где  $d(x)$  – функция смертности. Также говорят, что популяция хищников обладает свойством *гетеротрофности*, то есть, будучи изолированной, вымирает. Для простоты будем считать, что у хищника нет альтернативных источников питания.

*Переработка биомассы.* Как было отмечено выше, в результате взаимодействия биомасса жертв уменьшается, а биомасса хищников – увеличивается. Данный фактор, таким образом, играет двоякую роль: с одной стороны, он отвечает за ограничение размножения жертв, а с другой стороны – за поддержание численности популяции хищников (предотвращение вымирания). В условиях сделанных предположений, члены, отвечающие за переработку биомассы, должны зависеть от численности (плотности) обеих популяций и входить в уравнения системы с разным знаком.

Таким образом, уравнения популяционного баланса (12) примут вид

$$\begin{cases} \dot{x} = F_x(x) - B(x, y) \\ \dot{y} = F_y(y) + D(x, y) \end{cases}, \quad (13)$$

где  $x$  и  $y$  – численности жертв и хищников,  $F_x(x)$  и  $F_y(y)$  – скорости размножения жертв и хищников, соответственно. Функция  $B(x, y)$  называется *скоростью выедания (predation rate)*. Функция  $D(x, y)$  описывает прирост популяции хищников, обусловленный наличием пищи (жертв).

Простейшая математическая модель трофического взаимодействия двух популяций известна под названием *модели Лотки-Вольтерра* [22,23,24,25]. Данная модель основана на следующих допущениях. Во-первых, популяция жертв растёт в соответствии с моделью Мальтуса – экспоненциально. Во-вторых, популяция хищников в отсутствие жертв вымирает также экспоненциально. В-третьих, для жертвы вероятность быть съеденной пропорциональна числу встреч хищников и жертв, что, в свою очередь, пропорционально произведению плотностей популяций. В-четвёртых, биомасса потребляемых жертв перерабатывается в биомассу хищников с постоянным коэффициентом. С учётом сказанного, уравнения (13) будут иметь вид

$$\begin{cases} \dot{x} = bx - c_1xy \\ \dot{y} = -dy + c_2xy \end{cases}, \quad (14)$$

где  $b$  и  $d$  – мальтузианские коэффициенты размножения жертв и вымирания хищников, соответственно,  $c_1$  – скорость выедания жертв хищниками при единичной плотности популяций, или *удельная скорость выедания (per-capita predation rate)*, а  $c_2/c_1$  имеет смысл коэффициента переработки биомассы.

Модель Лотки-Вольтерра не лишена недостатков как математического (например, структурная неустойчивость [23]), так и биологического характера (в частности, неограниченный рост жертв при отсутствии хищников). По этой

причине, на практике она используется не столько сама по себе, сколько в качестве основы для более сложных моделей.

Рассмотрим процесс выедания жертвы хищником более детально. Зависимость скорости выедания жертв от численности жертв при фиксированной численности хищников (например,  $y=1$ ) называется *трофической функцией хищника* и обозначается  $B(x, \bullet)$ . В модели Лотки-Вольтерра трофическая функция хищника линейна. На практике можно принять во внимание то обстоятельство, что увеличение количества жертв не обязательно ведёт к увеличению их потребления хищниками, то есть проявляется ещё один элементарный фактор – *насыщение хищников*. Для описания трофической функции хищника с насыщением предложены различные виды зависимостей [24,25]. В дальнейшем будем рассматривать сравнительно простую и универсальную *функцию Холлинга II типа*, которая задаётся следующим образом:

$$B_2(x, \bullet) = \frac{cx}{1 + \alpha x}.$$

Здесь  $\alpha$  – *постоянная полунасыщения (semisaturation constant)*, имеющая размерность величины, обратной плотности популяции. Величина  $1/\alpha$  равна численности популяции жертв, при которой трофическая функция хищника достигает половины от максимального уровня  $B_{\max} = c/\alpha$ . Данная функция при малой численности популяции жертв близка к линейной, а при больших – асимптотически приближается к  $B_{\max}$ .

Скорость выедания  $B(x, y)$  будем полагать пропорциональной численности хищников  $y$ , то есть,

$$B(x, y) = yB(x, \bullet).$$

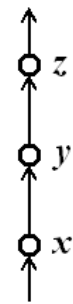
Введение в базовую модель и рассмотрение динамических эффектов, связанных с дополнительными элементарными факторами (такими, как ограничение на ресурсы, насыщение хищников), означает исследование некоторого однопараметрического возмущения системы (14); если учитывается несколько элементарных факторов, то говорят о многопараметрическом возмущении.

Попутно отметим ряд результатов исследования однофакторных модификаций модели Лотки-Вольтерра. Элементарные факторы, с точки зрения базовой модели, делятся на стабилизирующие и дестабилизирующие. Известно, что система (14) при положительных значениях переменных имеет единственное положение равновесия типа центр [22]. Фактор считается *стабилизирующим*, если при его введении в модель положение равновесия становится асимптотически устойчивым, и *дестабилизирующим*, если положение равновесия становится неустойчивым или исчезает.

Исследования показывают [24], что к стабилизирующим факторам относятся внутривидовая конкуренция жертв, внутривидовая конкуренция хищников за жертву и за дополнительные ресурсы, и нелинейность

трофической функции хищника при малой численности популяции жертв. Нелинейность размножения жертв и хищников при малой численности, а также насыщение хищника, являются дестабилизирующими факторами. Также известно, что комбинация стабилизирующих факторов, в свою очередь, оказывает стабилизирующее воздействие, а комбинация дестабилизирующих факторов – соответственно, дестабилизирующее. По этой причине, особый интерес представляют сочетания стабилизирующих и дестабилизирующих факторов.

Для систем из трёх или более взаимодействующих популяций существует гораздо большее разнообразие вариантов постановки задачи, поскольку такие системы допускают множество различных вариантов взаимоотношений между популяциями (как и прежде, будем ограничиваться рассмотрением только трофических отношений). Заметим, что в таких системах популяция может одновременно являться хищником по отношению к некоторой популяции, и жертвой по отношению к некоторой другой популяции. В таких случаях для обозначения вида, являющегося только жертвой, пользуются термином *продуцент*, или сохраняют термин «жертва». Для обозначения вида, являющегося одновременно и жертвой, и хищником, используют термин *консумент*, или сохраняют термин «хищник». Для обозначения вида, являющегося хищником по отношению к консументу, используют термин «хищник», или вводят термин *суперхищник* (*superpredator*).



**Рис. 2. Тритрофная цепь**  
Система, состоящая из трёх популяций – жертвы ( $x$ ), хищника ( $y$ ) и суперхищника ( $z$ ).

Системе взаимодействующих популяций сопоставляется базовая модель Лотки-Вольтерра, представляющая собой систему дифференциальных уравнений, аналогичную (14), по числу популяций. Для каждой популяции записывается уравнение, в котором размножение и вымирание описываются линейными членами, а трофические отношения – билинейными членами (входящими в уравнение с положительным коэффициентом, если вид увеличивает биомассу, и с отрицательным – если уменьшает).

Здесь стоит упомянуть общую *теорему Вольтерра* [24], утверждающую, что если все коэффициенты при линейных членах положительны, то траектории системы при любых начальных условиях уходят на бесконечность (аналогичная теорема имеет место и для противоположного случая: если все коэффициенты при линейных членах отрицательны, то глобально притягивающим положением равновесия является начало координат).

Как и в случае двух популяций, учёт дополнительных элементарных факторов достигается соответствующими однопараметрическими и многопараметрическими возмущениями базовой модели.

Наиболее простой разновидностью трофической структуры является система, в которой каждый вид связан отношениями хищничества не более чем с двумя другими, представляя собой жертву для одного и хищника – для другого. Такая система называется *трофической (пищевой) цепью*. Рассмотрим

подробнее изображённую на рис. 2 простейшую трофическую цепь – систему трёх популяций: жертвы (продуцента), хищника (консумента) и суперхищника (хищника). Данную систему также называют *тротрофной цепью*. Ей соответствует базовая модель

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - c_1xy \\ \dot{y} = -d_1y + c_2xy - c_3yz, \\ \dot{z} = -d_2z + c_4yz \end{cases} \quad (15)$$

где  $a, d_1, d_2$  – мальтузианские коэффициенты размножения жертв, вымирания хищников и вымирания суперхищников, соответственно,  $c_1$  и  $c_3$  – скорости выедания жертв хищниками и хищников суперхищниками, соответственно, при единичной плотности популяций. Отношения  $c_2/c_1$  и  $c_4/c_3$  имеют смысл коэффициентов переработки биомассы жертв в биомассу хищников и биомассы хищников в биомассу суперхищников, соответственно.

Система (15) с помощью замены переменных  $t = \tau/a$ ,  $x = d_1u/c_2$ ,  $y = av/c_1$ ,  $z = d_1w/c_3$  приводится к безразмерному виду

$$\begin{cases} \dot{u} = u(1-v) \\ \dot{v} = -\gamma_1v(1-u+w), \\ \dot{w} = -\gamma_2w(\alpha-v) \end{cases} \quad (16)$$

где  $\gamma_1 \equiv d_1/a$ ,  $\gamma_2 \equiv c_4/c_1$ ,  $\alpha \equiv c_1d_2/ac_4$ .

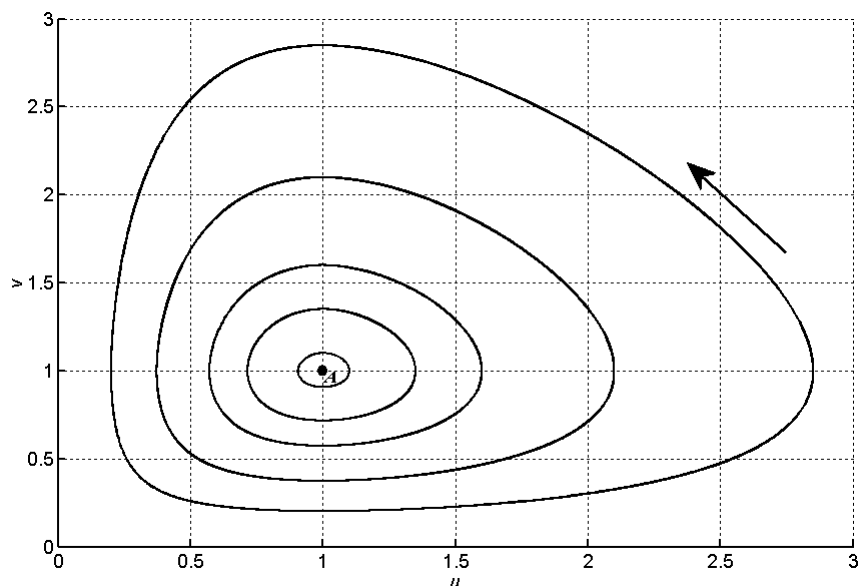
Система (16) имеет две особые точки – начало координат и точку  $A = (1, 1, 0)^T$ . В начале координат имеет место седлоузел, неустойчивое направление которого совпадает с осью  $u$ , а подпространство устойчивых направлений – с плоскостью  $u = 0$ . Точка  $A$  представляет собой узло-центр, при этом плоскость  $w = 0$  образует подпространство направлений, устойчивых, но не устойчивых асимптотически (рис. 3 (а)). Можно видеть, что при  $w = 0$  система (16) вырождается в модель Лотки-Вольтерра (14). Устойчивость направления, коллинеарного оси  $w$ , определяется знаком величины  $(\partial \dot{w} / \partial w)|_A = -\gamma_2(\alpha - 1)$ . Таким образом,  $\alpha = 1$  – точка бифуркации: при  $\alpha < 1$  узло-центр неустойчив, при  $\alpha > 1$  – устойчив.

Базовая модель (15) наследует все недостатки модели (14). Кроме того, она, в общем случае, предполагает либо вымирание суперхищников (при  $\alpha > 1$ ), либо неограниченное размножение суперхищников, сопровождающееся колебаниями численности хищников и жертв с возрастающей амплитудой (при  $\alpha < 1$ ).

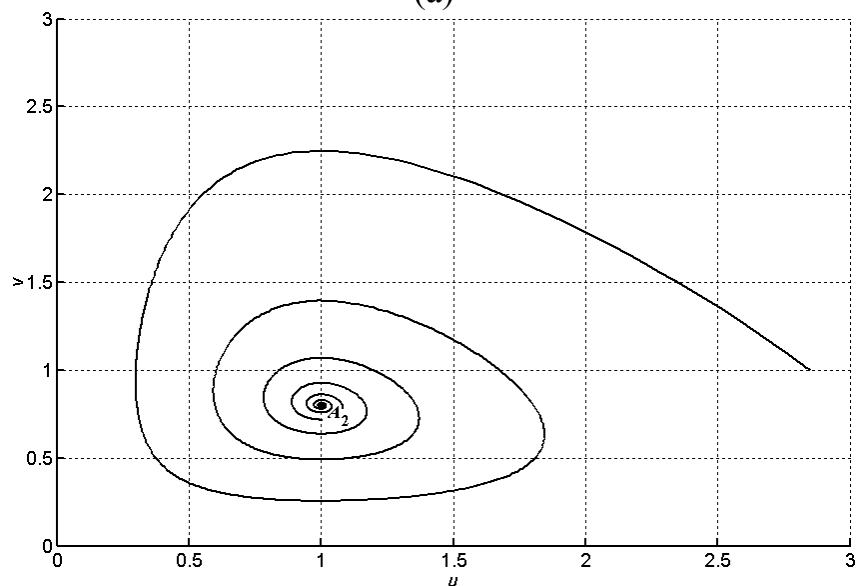
Простейший способ получения биологически корректной модели – введение в базовую модель какого-либо стабилизирующего фактора. Например, с учётом внутривидовой конкуренции продуцентов, модель (15) примет вид

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - c_1xy - ex^2 \\ \dot{y} = -d_1y + c_2xy - c_3yz, \\ \dot{z} = -d_2z + c_4yz \end{cases} \quad (17)$$

где  $e$  – коэффициент внутривидовой конкуренции.



(а)



(б)

**Рис. 3 Фазовые траектории простейших тритрофных цепей**

(а) – фазовые траектории системы (16) в плоскости  $w=0$ ,  $A$  – особая точка типа центр. Стрелкой указано направление движения.

(б) – фазовые траектории системы (18) в плоскости  $w=0$  при следующих значениях параметров:  $\alpha=0,9$ ,  $\gamma_1=1$ ,  $\gamma_2=1$ ,  $\varepsilon=0,2$ .  $A_2$  представляет собой особую точку типа устойчивый фокус.

Соответствующая ей модификация безразмерной системы (16)

$$\begin{cases} \dot{u} = u(1 - v - \varepsilon u) \\ \dot{v} = -\gamma_1 v(1 - u + w), \\ \dot{w} = -\gamma_2 w(\alpha - v) \end{cases} \quad (18)$$

где  $\varepsilon \equiv ed_1/ac_2$ , имеет следующие особые точки [24]:

$$\begin{aligned} O &= (0, 0, 0)^T \\ A_1 &= (1/\varepsilon, 0, 0)^T \\ A_2 &= (1, 1 - \varepsilon, 0)^T \\ A_3 &= \left( \frac{1 - \alpha}{\varepsilon}, \alpha, \frac{1 - \alpha}{\varepsilon} - 1 \right)^T \end{aligned} .$$

Точки  $O, A_1, A_2$  принадлежат инвариантному многообразию системы (18) для случая  $w \equiv 0$ . Можно видеть, что фазовый портрет существенно отличается от такового для модели Лотки-Вольтерра (рис. 3 (б)). Наибольший интерес из особых точек представляет  $A_3$ , в общем случае нетривиальная. При выполнении условия  $\alpha < 1 - \varepsilon$  точка  $A_3$  находится внутри положительного октанта и представляет собой положение устойчивого равновесия. Таким образом, введение единственного стабилизирующего фактора позволяет добиться режима устойчивого сосуществования всех трёх видов.

## ДИНАМИКА ТРИТРОФНОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ

Как было отмечено выше, особый интерес представляют случаи одновременного ввода в базовую модель стабилизирующих и дестабилизирующих факторов. Рассмотрим двухфакторную модификацию базовой модели вида (15), выбрав в качестве стабилизирующего фактора внутривидовую конкуренцию жертв за ресурсы, а в качестве дестабилизирующего фактора – хищничество с насыщением (иными словами, введя в стабилизированную систему (17) дополнительный дестабилизирующий фактор – насыщение хищников и суперхищников). Получающаяся при этом модель, известная под названием *модели Розенцвейга-Макартура*, представляет собой систему

$$\begin{cases} \dot{x} = x \left( r - \frac{rx}{K} - \frac{p_1 y}{H_1 + x} \right) \\ \dot{y} = y \left( \frac{c_1 x}{H_1 + x} - d_1 - \frac{p_2 z}{H_2 + y} \right), \\ \dot{z} = z \left( \frac{c_2 y}{H_2 + y} - d_2 \right) \end{cases} \quad (19)$$



где  $r$ ,  $d_1$ ,  $d_2$  – мальтузианские коэффициенты размножения жертв и естественной смертности хищников и суперхищников, соответственно,  $K$  – ёмкость экологической ниши жертв,  $p_1$  и  $p_2$  – максимальные удельные скорости выедания жертв хищниками и хищников суперхищниками, соответственно,  $H_1$  и  $H_2$  – постоянные полунасыщения хищников и суперхищников, соответственно,  $c_1$  и  $c_2$  – максимальные удельные скорости роста хищников и суперхищников, соответственно; отношения  $c_1/p_1$  и  $c_2/p_2$  имеют смысл коэффициентов переработки биомассы. Будем считать, что все коэффициенты неотрицательны.

Система (19) заменой переменных

$$t = \frac{1}{c_1} t', \quad x = Kx', \quad y = \frac{rK}{p_1} y', \quad z = \frac{c_1 r K}{p_1 p_2} z'$$

приводится к безразмерному виду

$$\begin{cases} \zeta \dot{x} = x \left( 1 - x - \frac{y}{\beta_1 + x} \right) \equiv x f(x, y) \\ \dot{y} = y \left( \frac{x}{\beta_1 + x} - \delta_1 - \frac{z}{\beta_2 + y} \right) \equiv y g(x, y, z) \\ \dot{z} = \varepsilon z \left( \frac{y}{\beta_2 + y} - \delta_2 \right) \equiv \varepsilon z h(y) \end{cases} \quad (20)$$

(штрихи опущены), где

$$\zeta = \frac{c_1}{r}, \quad \varepsilon = \frac{c_2}{c_1}, \quad \beta_1 = \frac{H_1}{k}, \quad \beta_2 = \frac{p_1 H_2}{rK}, \quad \delta_1 = \frac{d_1}{c_1}, \quad \delta_2 = \frac{d_2}{c_2}$$

– параметры. Их значения неотрицательны в силу неотрицательности значений параметров системы (19).

Будем полагать, что нас интересуют только неотрицательные численности популяций  $x$ ,  $y$ ,  $z$ , то есть, ограничимся положительным октантом фазового пространства. Предполагается также выполнение условий

$$0 < \delta_1 < 1$$

$$0 < \delta_2 < 1$$

Действительно, если  $\delta_i > 1$ , или, что то же самое,  $d_i > c_i$ , то это значит, что скорость вымирания соответствующего хищника превышает максимальную скорость его размножения, что приводит к вырождению трофической цепи.

Считается, что удельная скорость роста тем ниже, чем более высокое положение занимает вид в пищевой иерархии:

$$r > c_1 > c_2 > 0. \quad (21)$$

Данное предположение носит название *гипотезы о различии масштабов времени в трофических системах (trophic time diversification hypothesis [5])*.

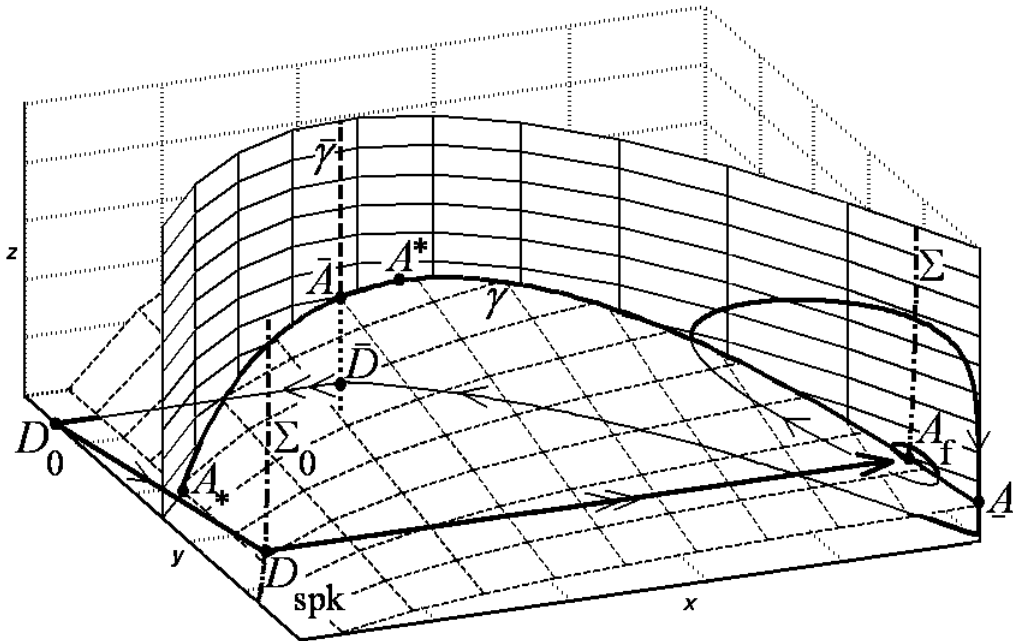
Далее будут обсуждаться случаи наличия двух или трёх масштабов, различных по порядку величины:

$$0 < \zeta \ll 1$$

$$0 < \varepsilon \ll 1$$

В этих условиях систему (20) можно рассматривать как сингулярно возмущённую систему вида (3), применяя к ней методы исследования медленной и быстрой динамики.

Опишем геометрию аттрактора системы (20), в частности, нуль-изоклины и характерные точки (рис. 4).



**Рис. 4. Схема аттрактора**

Характерные точки, нуль-изоклины и участок траектории на аттракторе системы (20). Тонкая сплошная сетка – цилиндрическая парабола (22), входящая в нуль-изоклину жертв. Тонкая штриховая сетка – поверхность (23), входящая в нуль-изоклину хищников. Толстой сплошной линией обозначена кривая  $\gamma$  и «видимая» часть траектории. Тонкой сплошной линией обозначена «невидимая» часть траектории. Одинарной стрелкой обозначено медленное движение, двойной стрелкой – быстрое движение. Штрихпунктирными линиями обозначены линия срыва  $\Sigma_0$  и линия падения  $\Sigma$ . Толстая штриховая линия – «видимая» часть прямой  $\bar{\gamma}$ , толстая пунктирная линия – её «невидимая» часть.  $\bar{D}$  и  $D_{\text{spk}}$  – точки срыва,  $D_0$  – точка падения.

Нуль-изоклина жертв ( $\dot{x} = 0$ ) представляет собой объединение двух поверхностей, одна из которых – плоскость  $x = 0$ , а другая – цилиндрическая парабола, определяемая уравнением  $f(x, y) = 0$ , или

$$y = f^{-1}(x, \bullet) = (1 - x)(\beta_1 + x). \quad (22)$$

Парабола (22) достигает своего максимума  $y = \bar{y}$  в точках  $x = \bar{x}$  ( $\bar{y} = f^{-1}(\bar{x}, \bullet)$ ), пересекает плоскость  $y = 0$  в точках  $x = 1$  и  $x = -\beta_1$ , и плоскость  $x = 0$  в точках  $y = y_{\text{tm}}$ , где индекс «trn» означает «transcritical». Данная парабола делит

положительный октант фазового пространства на две части. В точках, лежащих в области больших  $y$  по отношению к параболе ( $x > 0, y > f^{-1}(x, \bullet)$ ), выполняется неравенство  $\dot{x} < 0$  (численность жертв уменьшается), а в точках, лежащих в области меньших  $y$  –  $\dot{x} > 0$  (численность увеличивается). Прямую, представляющую собой линию максимума параболы (22), будем обозначать  $\bar{\gamma} \equiv \{(x, y, z)^T | x = \bar{x}, y = \bar{y}\}$ .

Нуль-изоклина хищников ( $\dot{y} = 0$ ) – объединение плоскости  $y = 0$  и поверхности, задаваемой уравнением  $g(x, y, z) = 0$ . В плоскости

$$x = x_* \equiv \frac{\delta_1}{(1 - \delta_1)} \beta_1$$

данное уравнение определяет прямую  $z = 0$ . В точках положительного октанта фазового пространства, удовлетворяющих условию  $x > x_*$ , уравнение поверхности может быть записано следующим образом:

$$y = g^{-1}(x, \bullet, z) = \frac{z}{\left(\frac{x}{\beta_1 + x} - \delta_1\right)} - \beta_2. \quad (23)$$

При  $x < x_*$  нуль-изоклина хищников проходит вне положительного октанта.

Рассмотрим сечения положительного октанта плоскостями  $z = const$ . Пересечение нуль-изоклины хищников с каждой такой плоскостью представляет собой кривую, которая делит положительный квадрант плоскости на две части. В точках, находящихся левее и ниже кривой ( $x < x_*$  или  $y < g^{-1}(x, \bullet, z)$ ), выполняется неравенство  $\dot{y} < 0$  (популяция хищников сокращается), а в точках, находящихся правее и выше ( $x > x_*$  и  $y > g^{-1}(x, \bullet, z)$ ), соответственно,  $\dot{y} > 0$  (популяция растёт).

Нуль-изоклина суперхищников ( $\dot{z} = 0$ ) представляет собой объединение двух плоскостей, одна из которых –  $z = 0$ , а другая задаётся уравнением  $h(y) = 0$ , то есть

$$y = y_f \equiv \frac{\delta_2}{(1 - \delta_2)} \beta_2, \quad (24)$$

где индекс «f» означает «focus». В точках положительного октанта фазового пространства, лежащих в области больших  $y$  по отношению к плоскости (24) ( $y > y_f$ ), соблюдается неравенство  $\dot{z} > 0$  (суперхищники размножаются), а в точках, лежащих в области меньших  $y$  ( $y < y_f$ ) –  $\dot{z} < 0$  (суперхищники вымирают).

Пересечение поверхностей (22) и (23) определяет некоторую кривую  $\gamma$ . Данная кривая [5] пересекает координатную плоскость  $z = 0$  (и нуль-изоклину суперхищников) в точке  $A_* = (x_*, y_*, 0)^T$ , прямую  $\bar{\gamma}$  в точке

$$\bar{A} \equiv (\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})^T = \left( \frac{(1-\beta_1)}{2}, \frac{(1+\beta_1)^2}{4}, \left( \beta_2 + \frac{(1+\beta_1)^2}{4} \right) \left( \frac{1-\beta_1}{1+\beta_1} - \delta_1 \right) \right)^T,$$

плоскость  $y = y_{tm}$  в точке

$$A_{tm} \equiv (x_{tm}, y_{tm}, z_{tm})^T = (1-\beta_1, \beta_1, (1-\beta_1-\delta_1)(\beta_1+\beta_2))^T,$$

плоскость (24) в точке  $A_f = (x_f, y_f, z_f)^T$ , плоскость  $y = 0$  (и нуль-изоклину хищников) в точке

$$\underline{A} \equiv (\underline{x}, \underline{y}, \underline{z})^T = \left( 1, 0, \left( \frac{1}{\beta_1+1} - \delta_1 \right) \beta_2 \right)^T,$$

и достигает своего максимума по  $z$  в точке  $A^* = (x^*, y^*, z^*)^T$ .

Таким образом, система (20) в положительном октанте, в общем случае, имеет четыре особые точки: начало координат (вымирание всех трёх видов),  $A_*$  (сосуществование жертв и хищников),  $(1, 0, 0)^T$  (достижение жертвами максимальной численности при вымирании хищников и суперхищников), и  $A_f$  (единственная особая точка, допускающая сосуществование всех трёх видов). Точка  $A_*$  находится в положительном октанте при условии  $0 \leq x_* \leq 1$ , или

$$\delta_1 \leq \frac{1}{(1+\beta_1)}.$$

Далее будем полагать, что это условие выполняется.

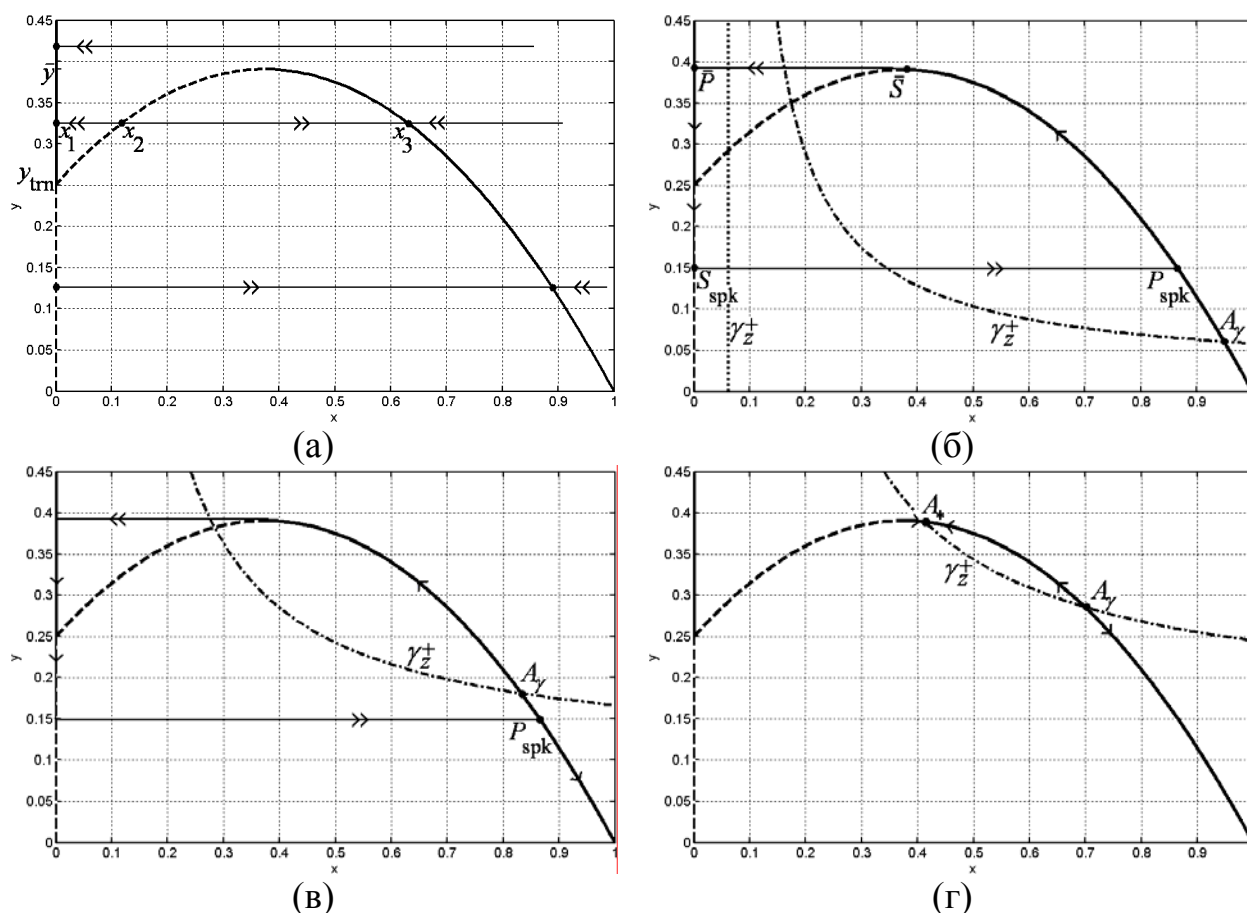
Воспользовавшись тем, что система (20) может характеризоваться различными (двумя или тремя, в зависимости от значений параметров  $\zeta$  и  $\varepsilon$ ) масштабами времени, можно исследовать популяционную динамику жертв, хищников и суперхищников по отдельности или попарно, уменьшая тем самым размерность задачи.

Для изучения динамики жертв производится масштабирование времени  $t = \zeta t'$  (переход к быстрому времени  $t'$ ), после чего выполняется предельный переход при  $\zeta \rightarrow 0$ . Система (20) в новом масштабе времени будет иметь вид

$$\begin{cases} \dot{x} = xf(x, y) \\ \dot{y} = 0 \\ \dot{z} = 0 \end{cases} \quad (25)$$

(штрихи опущены). Таким образом, поведение популяции жертв можно описать уравнением быстрого движения вида (8) с одной переменной, считая  $y$  параметром. В зависимости от значения  $y$ , данное уравнение имеет от одной до трёх особых точек (рис. 5 (а)). Первая особая точка,  $x_1 = 0$ , асимптотически устойчива при  $y > y_{tm}$ , и неустойчива при  $y < y_{tm}$ . Вторая и третья особые

точки,  $x_2$  и  $x_3$ , расположены симметрично относительно  $\bar{x}$ , и представляют собой корни уравнения (22).



**Рис. 5. Динамика жертв и хищников при фиксированной численности популяции суперхищников [5]**

(а) – фазо-параметрическая диаграмма системы (25) ( $x$  – фазовая переменная,  $y$  – параметр). Сплошная линия обозначает устойчивые особые точки, штриховая – неустойчивые.

(б) – предельный цикл в системе (26). Пунктирной и штрих-пунктирной линиями показаны два различных случая – пересечение  $\gamma_z^+$  с неустойчивой ветвью параболы (22) ( $z = 0$ ), и с обеими ветвями ( $z = 0,095$ ), соответственно.

(в) – вымирание хищников в системе (26) при любых начальных условиях ( $z = 0,16$ ).

(г) – возможность сосуществования жертв и хищников в системе (26) при пересечении  $\gamma_z^+$  только устойчивой ветви параболы (22) ( $z = 0,207$ ).

На всех диаграммах двойными стрелками обозначено быстрое движение, одинарными – медленное движение. Значения параметров:  $\zeta = 0,05$ ,  $\varepsilon = 1$ ,  $\beta_1 = 0,25$ ,  $\beta_2 = 0,1$ ,  $\delta_1 = 0,2$ ,  $\delta_2 = 0,39$ .

Далее ограничимся рассмотрением случая  $\bar{x} > 0$  и  $x_3 \geq \bar{x} \geq |x_2|$ . Учитывая однозначную (в условиях сделанных предположений) зависимость  $x_2$  и  $x_3$  от параметра  $y$ , будем также пользоваться обозначениями  $x_2(y)$  и  $x_3(y)$ . При  $y_{tm} < y < \bar{y}$  точка  $x_3$  является асимптотически устойчивой, а  $x_2$  – неустойчивой. При  $y < y_{tm}$  обе особые точки асимптотически устойчивы. При  $y < \bar{y} = y_{tm}$  выполняется равенство  $|x_2| = |x_3|$ , и обе особые точки асимптотически

устойчивы. Таким образом, при  $y_{\text{tm}} < \bar{y}$ , или, что эквивалентно,  $\beta_1 \neq 1$ , значение  $y_{\text{tm}}$  является точкой транскритической бифуркации (отсюда индекс), а значение  $\bar{y}$  – точкой бифуркации типа «седло-узел». Если  $y_{\text{tm}} = \bar{y}$  (то есть,  $\beta_1 = 1$ ), то в точке  $y = y_{\text{tm}}$  происходит надкритическая бифуркация.

Динамика хищников рассматривается в промежуточном масштабе времени, не требующем перемасштабирования. После выполнения предельного перехода при  $\varepsilon \rightarrow 0$  система (20) принимает следующий вид:

$$\begin{cases} \zeta \dot{x} = xf(x, y) \\ \dot{y} = yg(x, y, z) \\ \dot{z} = 0 \end{cases} \quad (26)$$

Итак, при фиксированной численности суперхищников поведение популяций хищников и жертв описывается сингулярно возмущённой системой вида (3) с параметром  $z$ . Нуль-изоклина жертв данной системы представляет собой сечение нуль-изоклины жертв системы (20) плоскостью  $z = \text{const}$ , то есть, объединение прямой  $x = 0$  с параболой (22). Нуль-изоклина хищников выглядит как объединение прямой  $y = 0$  и линии  $\gamma_z$ , заданной уравнением  $g(x, y, z) = 0$  с параметром  $z$ . Участок  $\gamma_z$ , лежащий в положительном квадранте плоскости  $z = \text{const}$ , обозначим  $\gamma_z^+$ . В зависимости от значения  $z$ ,  $\gamma_z^+$  представляет собой либо луч  $x = x_*$ ,  $x \geq 0$  (случай  $z = 0$ ), либо график функции (23) при  $x > x_*$  (случай  $z > 0$ ).

Выполнив предельный переход при  $\zeta \rightarrow 0$ , получим соответствующую (26) вырожденную систему

$$\begin{cases} 0 = xf(x, y) \\ \dot{y} = yg(x, y, z) \\ z = \text{const} \end{cases} \quad (27)$$

Гиперповерхность  $\Gamma$ , определяемая уравнением (7), в данном случае совпадает с нуль-изоклиной жертв системы (26). Устойчивая область  $\Gamma$  образована устойчивыми особыми точками уравнения (25), то есть, точками  $x_3$  правой ветви параболы и точками  $(0, y)^T$ ,  $y > y_{\text{tm}}$ . В данном случае имеется две линии срыва, одна из которых вырождена в точку  $\bar{S} = (\bar{x}, \bar{y})^T$ , а другая – в точку  $S_{\text{tm}} = (0, y_{\text{tm}})^T$  (которая также удовлетворяет определению (9)).

Рассмотрим поведение вырожденной системы (27) при различных случаях взаиморасположения нуль-изоклин.

Если  $\gamma_z^+$  пересекает только неустойчивую ветвь параболы (22) (рис. 5 (б)), то можно построить следующее разрывное решение системы (27). Фазовая точка, находящаяся на устойчивой ветви параболы, движется вдоль параболы

вверх, так как  $\dot{y} > 0$  справа от  $\gamma_z^+$ . Достигая линии срыва в точке  $\bar{S}$ , фазовая точка, согласно уравнению быстрого движения (25), мгновенно переходит в точку падения  $\bar{P} = (0, \bar{y})^T$ , соответствующую устойчивой особой точке  $x_1$  уравнения (25). Поскольку  $\bar{P}$  находится слева от  $\gamma_z^+$ , постольку далее фазовая точка движется вниз ( $\dot{y} < 0$ ) вдоль прямой  $x = 0$ , пока не достигнет линии срыва в точке  $S_{\text{tm}}$ , где  $x_1$  утрачивает устойчивость.

Строго говоря, если считать, что фазовая точка находится точно на прямой  $x = 0$ , то далее она должна продолжать движение вниз, к началу координат (полное исчезновение жертв влечёт вымирание хищников), так как при отсутствии возмущений система (25) может находиться в неустойчивом положении равновесия сколь угодно долго. Таким образом, имеет смысл учесть, что при  $\zeta > 0$  фазовая точка системы (26) не достигает  $x_1$  за конечное время. После срыва в точке  $\bar{S}$  фазовая точка за время, стремящееся к 0 вместе с  $\zeta$ , достигает правой  $\zeta$ -полуокрестности  $x_1$ , в которой быстрое движение прекращается. Затем, фазовая точка движется вниз, продолжая медленно приближаться к  $x_1$ , пока выполняется условие  $y > y_{\text{tm}}$ . В  $\zeta$ -окрестности точки  $S_{\text{tm}}$  и  $x$ , и  $f(x, y)$  – величины порядка  $\zeta$ , вследствие чего  $\dot{x}$  имеет порядок  $\zeta$ , а  $\dot{y}$  – порядок 1. После пересечения прямой  $y = y_{\text{tm}}$  фазовая точка, продолжая двигаться вниз, начинает отдаляться от положения равновесия, ставшего неустойчивым. При этом,  $x$  и  $f(x, y)$  возрастают. В некоторой точке фазовой траектории  $(x_{\text{spk}}, y_{\text{spk}})^T$ , такой, что  $x_{\text{spk}} f(x_{\text{spk}}, y_{\text{spk}})$  – величина порядка  $\zeta$ , а  $\dot{x}$  имеет порядок 1, происходит скачок («spiking») численности популяции жертв.

При построении разрывного решения вырожденной системы (27) в точке срыва на прямой  $x = 0$  предполагается мгновенный переход от вертикального движения к горизонтальному, поэтому, величиной  $x_{\text{spk}}$ , стремящейся к нулю вместе с  $\zeta$ , имеет смысл пренебречь. В итоге, вместо  $S_{\text{tm}}$  точкой перехода от медленного движения к быстрому считается  $S_{\text{spk}} = (0, y_{\text{spk}})^T$ . Вектор  $(0, y_{\text{tm}} - y_{\text{spk}})^T$  носит название *вектора смещения* [27], соответствующего точке срыва  $S_{\text{tm}}$ , и определяет (с точностью до величин порядка  $\zeta$ ) уклонение вычисленного решения системы (26) от прямой, содержащей участок быстрого движения траектории разрывного решения вырожденной системы, проходящий через точку срыва  $S_{\text{tm}}$ . Точку  $S_{\text{spk}}$  можно назвать *точкой смещения Понтрягина* (Pontryagin's delay of stability loss, PDSL), или *точкой поворота* (turning point). В случае системы (26) значение  $y_{\text{spk}}$  определяется интегральным уравнением [5]

$$\int_{y_{\text{spk}}}^{\bar{y}} \frac{f(0, y)}{yg(0, y, z)} dy = 0. \quad (28)$$

В частности, для случая  $z = 0$ , при интегрировании уравнения (28) получается уравнение

$$\ln y_{\text{spk}} - \frac{y_{\text{spk}}}{\beta_1} = \ln \bar{y} - \frac{\bar{y}}{\beta_1}.$$

Утверждается, что значение  $y_{\text{spk}}$  уменьшается с ростом  $z$ , а также показано, что при  $\varepsilon = 0$  и  $\delta_1 = 0$  значение  $y_{\text{spk}}$  не зависит от  $z$ , причём  $y_{\text{spk}} < y_{\text{tm}}$ .

Итак, будем считать, что после прохождения  $S_{\text{spk}}$  фазовая точка вырожденной системы перемещается в точку падения  $P_{\text{spk}} = (x_3(y_{\text{spk}}), y_{\text{spk}})^T$ . Точка  $P_{\text{spk}}$  находится на правой (устойчивой) ветви параболы, поэтому далее фазовая точка перемещается в направлении  $\bar{S}$ , и так далее. Таким образом, в системе возникают релаксационные колебания. Отметим, что при любых ненулевых начальных условиях (в пределах положительного квадранта) фазовая точка, подчиняясь уравнению быстрого движения (25), оказывается либо на прямой  $x = 0$ , либо на правой ветви параболы (22), после чего выходит на предельный цикл  $\bar{S}P_{\text{spk}}P_{\text{spk}}$ , то есть, цикл является притягивающим, а точка  $A_*$  – неустойчивой.

Если  $\gamma_z^+$  пересекает обе ветви параболы (22), то возможны два случая. Обозначим точку пересечения  $\gamma_z^+$  с устойчивой ветвью параболы как  $A_\gamma = (x_\gamma, y_\gamma)^T$ . Если точка падения  $P_{\text{spk}}$  находится выше  $A_\gamma$  (рис. 5 (б)), то в системе также возникают релаксационные колебания, однако, при начальных условиях с  $y < y_\gamma$  хищники вымирают, так как движение фазовой точки по участку параболы ниже точки  $A_\gamma$  направлено вниз ( $\dot{y} < 0$ ), в сторону устойчивой особой точки  $(1, 0)^T$ . Если же точка падения  $P_{\text{spk}}$  находится ниже  $A_\gamma$  (рис. 5 (в)), то возникновение релаксационных колебаний невозможно, и хищники вымирают при любых начальных условиях.

Если  $\gamma_z^+$  пересекает только устойчивую ветвь параболы (22) (рис. 5 (г)), то возникновение релаксационных колебаний невозможно. Линия  $\gamma_z^+$  может пересекаться с параболой либо в единственной точке,  $A_*$ , либо в двух точках –  $A_*$  и  $A_\gamma$  (обозначения точек выбираются таким образом, чтобы выполнялось условие  $x_* < x_\gamma$ ). Точка  $A_*$  в данном случае асимптотически устойчива, а точка  $A_\gamma$  – неустойчива. Если  $\gamma_z^+$  пересекается с параболой в одной точке, то при любых ненулевых начальных численностях популяций фазовая точка стремится к  $A_*$  (сосуществование хищников и жертв). В случае пересечения  $\gamma_z^+$  и параболы в двух точках, в зависимости от начального положения  $A_0 = (x_0, y_0)^T$ , фазовая точка стремится либо к  $A_*$ , либо к точке  $(1, 0)^T$ , что соответствует вымиранию хищников. Если начальная численность хищников  $y_0 < y_\gamma$ , то хищники вымирают. Если  $A_0$  находится в области притяжения участка устойчивой ветви параболы, лежащего выше  $A_\gamma$  ( $y_\gamma < y_0 < \bar{y}$ ,  $x_0 \geq x_2(y_0)$ ),



$x_0 > 0$ ), то хищники и жертвы сосуществуют. В остальных случаях ситуация зависит от положения точки падения  $P_{\text{spk}}$ : если  $P_{\text{spk}}$  находится ниже  $A_\gamma$ , то хищники вымирают, а если выше, то имеет место сосуществование.

Если  $\gamma_z^+$  и парабола касаются ( $A_* = A_\gamma$ ), то точка касания неустойчива, что фактически означает вымирание хищников при любых начальных условиях. То же самое происходит, если  $\gamma_z^+$  вообще не пересекается с параболой.

Динамика суперхищников, как и в случае хищников, рассматривается в промежуточном масштабе времени, но при этом принимается во внимание, что параметр  $\varepsilon$  отличен от нуля. Обсудим два различных случая, в одном из которых гипотеза о различии масштабов времени (21) верна полностью, а в другом – только для пары хищник-жертва:

$$r \gg c_1 > 0, \quad 0 < \zeta \ll 1.$$

Последнее означает, что значения параметров  $c_1$  и  $c_2$  совпадают по порядку величины, а значение  $\varepsilon$  имеет порядок 1. Данная ситуация характерна для случаев, когда массы тел хищника и суперхищника сравнимы.

Положим, параметры системы (20) подобраны таким образом, что ни одна из её особых точек не является устойчивой (считаем, что вымирание одного или более видов, а также их устойчивое сосуществование при постоянных численностях популяций не представляют интереса). В частности, предполагается выполнение условий  $\underline{z} > 0$  (для точки  $(1, 0, 0)^T$ ),  $x_* < \bar{x}$  и  $y_* > y_f$  (для точки  $A_*$ ).

Будем рассматривать вырожденную систему

$$\begin{cases} 0 = xf(x, y) \\ \dot{y} = yg(x, y, z) \\ \dot{z} = \varepsilon zh(y) \end{cases} \quad (29)$$

Поверхность  $\Gamma$ , содержащая фазовые траектории данной системы и совпадающая с нуль-изоклиной жертв системы (20), имеет две устойчивые области,  $\Gamma_0$  и  $\Gamma_1$ . Область  $\Gamma_1$  образована точками цилиндрической параболы (22), соответствующими устойчивым особым точкам  $x_3$  систем (25), а именно, в условиях сделанных предположений, точками, для которых выполняется неравенство  $x > \bar{x}$ . Область  $\Gamma_0$  образована точками плоскости  $x = 0$ , соответствующими особым точкам  $x_1$  систем (25) при условии, что точка  $x_1$  является устойчивой, что предполагает выполнение неравенства  $y > y_{\text{tm}}$ . Следует отметить, что фазовые траектории системы (29) на плоскости  $x = 0$  выходят за пределы устойчивой области  $\Gamma_0$ , продолжаясь до точки поворота. Линия на плоскости  $x = 0$ , образованная точками поворота, соответствующими точкам  $S_{\text{spk}}$  систем (26), далее обозначается  $\Sigma_0$ . Линия  $\Sigma$  в области  $\Gamma_1$ , образованная соответствующими  $P_{\text{spk}}$  точками падения, называется *линией падения (junction line)* и представляет собой проекцию  $\Sigma_0$  на  $\Gamma_1$  параллельно оси  $x$ . Из свойств системы (26) следует, что при  $\varepsilon = \delta_1 = 0$   $\Sigma_0$  и  $\Sigma$  параллельны оси  $z$ ,

а при ненулевых параметрах обе линии приближаются к плоскости  $y = 0$  с ростом  $z$ . Точка пересечения кривой  $\gamma$  с линией  $\Sigma$  обозначается  $A_{\text{spk}} \equiv (x_{\text{spk}}, y_{\text{spk}}, z_{\text{spk}})^T$ .

Для начала, опишем некоторые особенности динамики системы (29) на плоскости  $x = 0$  и в области  $\Gamma_1$  по отдельности.

На плоскости  $x = 0$  динамика сравнительно проста: при любых начальных условиях фазовая точка движется в отрицательном направлении по  $y$  и в положительном направлении по  $z$ , достигает линии  $\Sigma_0$  и покидает плоскость.

Характер динамики в области  $\Gamma_1$  определяется свойствами особой точки  $A_f$ . В частности, несложно показать, что, если плоскость  $y = y_f$  пересекает кривую  $\gamma$  на участке  $A^*\bar{A}$ , то  $A_f$  устойчива, а если на участке  $\underline{A}A^*$ , то неустойчива. В дальнейшем будем полагать, что имеет место пересечение на участке  $\underline{A}A^*$ , что подразумевает выполнение условия  $y_f < y^*$ .

В работе [6] для определения вида точки  $A_f$  система (29) вблизи  $A_f$  линеаризуется:

$$\begin{cases} \dot{y} = a[(y - y_f) - m(z - z_f)] \\ \dot{z} = \varepsilon b(y - y_f) \end{cases}$$

(здесь  $a$ ,  $b$ ,  $m$  – некоторые положительные константы). После этого записываются выражения для ляпуновских показателей. Далее, демонстрируется, что при малых  $\varepsilon$ , пока выполняется условие

$$\varepsilon < \varepsilon_0 \equiv \frac{a}{4bm}, \quad (30)$$

оба показателя вещественны ( $A_f$  представляет собой узел). При увеличении  $\varepsilon$  показатели становятся комплексно-сопряжёнными, и  $A_f$  превращается в фокус (отсюда индекс).

Рассмотрим поведение фазовой точки в пределах  $\Gamma_1$ .

Пусть параметр  $\varepsilon$  мал, и условие (30) выполняется. Если фазовая точка находится в области больших  $z$  относительно неустойчивого участка  $\underline{A}A^*$  кривой  $\gamma$  (или выполняется условие  $z < \underline{z}$ ), и, одновременно, в области меньших  $z$  относительно её устойчивого участка  $A^*\bar{A}$  (или выполняется условие  $z < \bar{z}$ ), то она движется в сторону увеличения  $y$ . Далее, она либо пересекает прямую  $\bar{y}$  и покидает  $\Gamma_1$ , либо достигает устойчивого участка  $A^*\bar{A}$  кривой  $\gamma$ . В последнем случае, фазовая точка затем продолжает движение вдоль  $A^*\bar{A}$  в сторону увеличения  $z$  (то есть, в сторону точки  $A^*$ ).

Если фазовая точка находится в области больших  $z$  относительно устойчивого участка  $A^*\bar{A}$  кривой  $\gamma$ , то она движется в сторону уменьшения  $y$ , достигает участка  $A^*\bar{A}$ , и затем продолжает движение вдоль него, в сторону увеличения  $z$ .

Если фазовая точка находится в области меньших  $z$  относительно неустойчивого участка  $\underline{AA}^*$  кривой  $\gamma$ , или выполняется условие  $z > z^*$ , то она движется в сторону уменьшения  $y$  и приближается к плоскости  $y = 0$ .

Вблизи плоскости  $y = 0$ , так как производная  $\dot{y}$  стремится к нулю, преобладает составляющая фазовой скорости, параллельная плоскости  $y = 0$  (движение в сторону уменьшения  $z$ ). Пересекая кривую  $\gamma$  в окрестности точки  $\underline{z}$ , фазовая точка достигает точки поворота, двигается в сторону увеличения  $y$  и удаляется от плоскости  $y = 0$ .

При увеличении  $\varepsilon$  условие (30) нарушается. В целом, при  $\varepsilon$  близких к  $\varepsilon_0$ , поведение фазовой точки не отличается от случая  $\varepsilon < \varepsilon_0$ . Однако, вблизи точки  $A_f$  на линии падения  $\Sigma$  появляется участок, такой, что, при начальных условиях на данном участке, фазовая точка, удаляясь от  $A_f$ , делает полуоборот и вновь пересекает  $\Sigma$ . При дальнейшем увеличении параметра  $\varepsilon$  этот участок расширяется, и на  $\Gamma_1$  начинает преобладать движение по спирали вокруг  $A_f$  (фазовая точка, удаляясь от  $A_f$ , делает несколько оборотов, пересекает прямую  $\bar{y}$  и покидает  $\Gamma_1$ ).

Теперь, рассмотрим динамику системы (29) на поверхности  $\Gamma$  в целом.

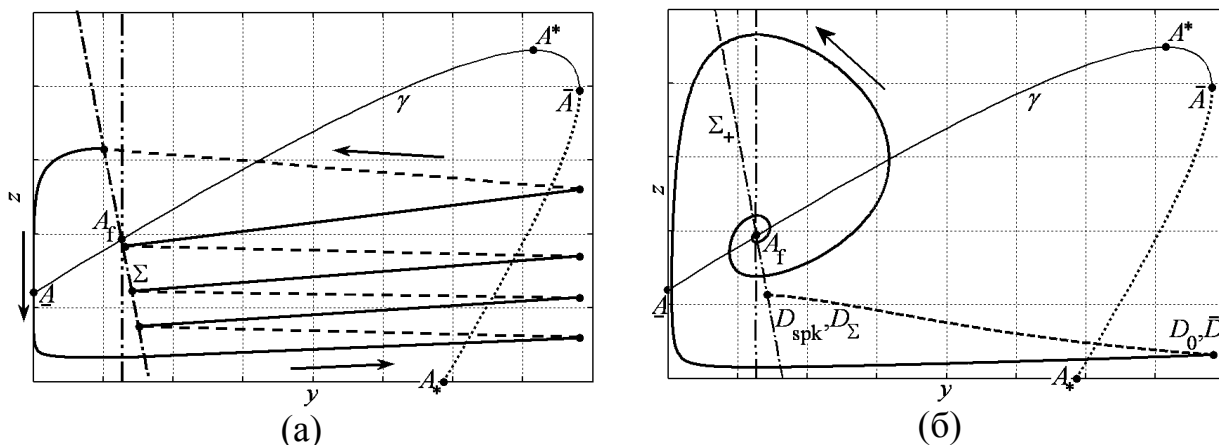
При выполнении условия (30) типичный сценарий движения фазовой точки таков (рис. 6(a)). При  $\varepsilon = 0$  фазовые траектории определяются разрывным решением системы (27), и (если  $z < \bar{z}$ ) фазовая точка попеременно посещает поверхность  $\Gamma_1$  и плоскость  $x = 0$  (система совершает релаксационные колебания).

При  $0 < \varepsilon \ll 1$  появляется дрейф в сторону увеличения  $z$  (будем рассматривать случай, когда линия падения  $\Sigma$  расположена относительно нуль-изоклины  $z$  таким образом, что большую часть времени фазовая точка проводит в области  $\dot{z} > 0$ ), и фазовые траектории перестают быть замкнутыми (релаксационные колебания прекращаются). Когда фазовая точка, в очередной раз попадая на  $\Sigma$ , оказывается в области  $z > z_f$ , она прекращает посещения плоскости  $x = 0$ , приближается к плоскости  $y = 0$ , и движется в сторону уменьшения  $z$  до пересечения  $\gamma$ . После этого, снова возобновляются попеременные посещения поверхности  $\Gamma_1$  и плоскости  $x = 0$ .

Данный режим носит название *пачечно-импульсного (bursting-spiking mode* [5]), поскольку зависимость  $y(t)$  имеет вид групп коротких импульсов (с максимальным значением  $y = \bar{y}$ ), чередующихся с интервалами, на которых значение  $y$  близко к 0.

При  $\varepsilon \gg \varepsilon_0$  сценарий движения выглядит иначе (рис. 4, 6(б)). Пусть в начальный момент времени фазовая точка находится на  $\Gamma_1$ . Тогда, двигаясь по спиралевидной траектории, фазовая точка удаляется от  $A_f$  и пересекает прямую  $\bar{y}$  в некоторой точке  $\bar{D}$ . Количество оборотов по спирали зависит от начальных условий и тем больше, чем ближе начальная точка к  $A_f$ ; если начальная точка удалена от  $A_f$ , то может не быть вообще ни одного полного оборота. Пройдя  $\bar{D}$ , фазовая точка покидает  $\Gamma_1$ , перемещается в точку  $D_0$  на

плоскости  $x = 0$ , движется в сторону уменьшения  $y$  и увеличения  $z$  (в данном случае  $y$ - и  $z$ -компоненты фазовой скорости сравнимы), достигает линии  $\Sigma_0$  в точке  $D_{\text{spk}}$  и перемещается в точку  $D_\Sigma$  на линии  $\Sigma$ . Затем происходит следующая итерация (с начальными условиями на  $\Sigma$ ), и так далее.



**Рис. 6** Движение фазовой точки в проекции на плоскость  $x = 0$

(а) – движение фазовой точки в пачечно-импульсном режиме.

(б) – движение фазовой точки в режиме шильниковского хаоса.

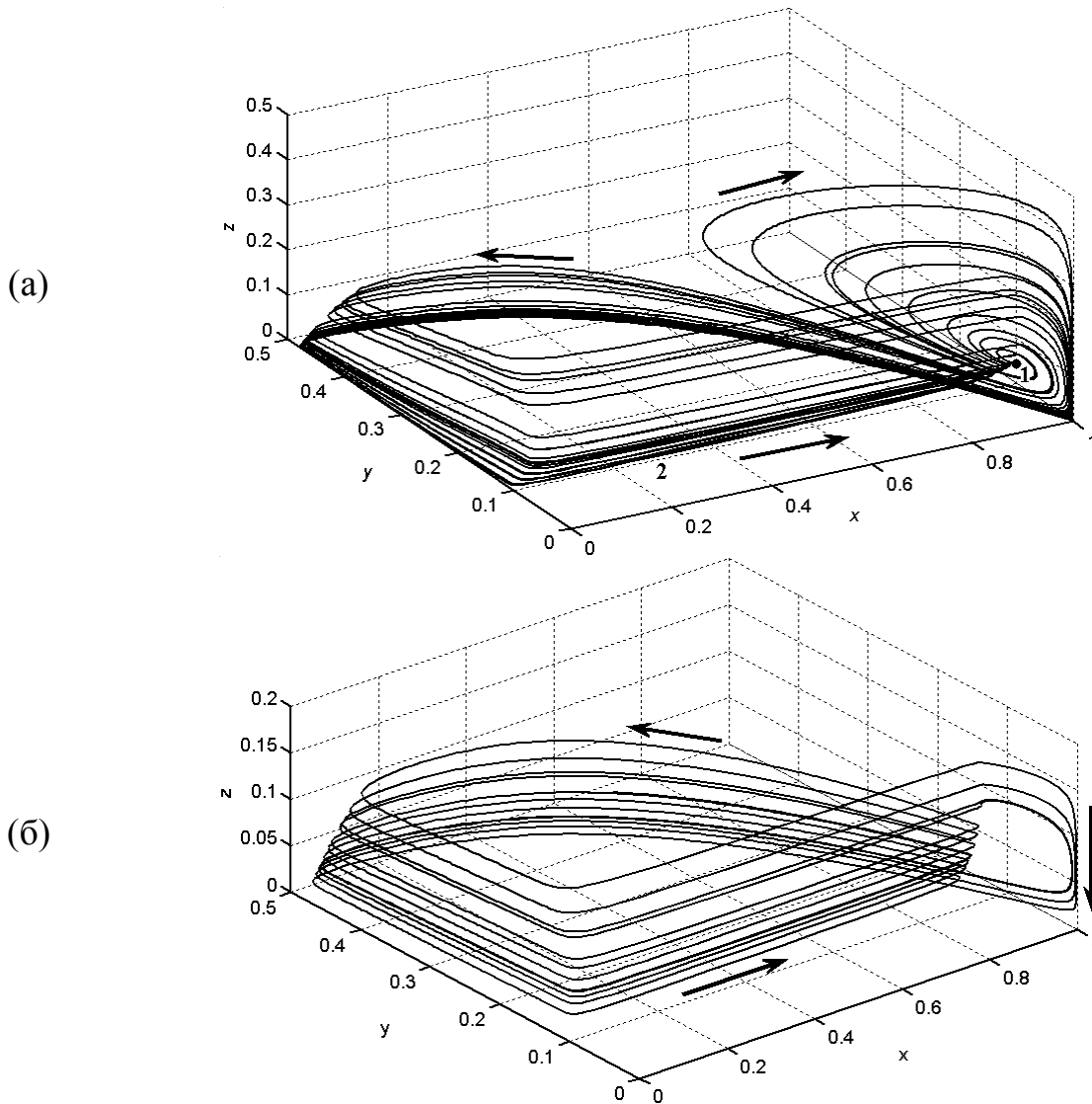
Толстой сплошной линией показан участок фазовой траектории, лежащий в области  $\Gamma_1$ , штриховой – участок, лежащий на плоскости  $x=0$ . Кривая  $\gamma$  обозначена тонкой сплошной линией (участок, лежащий в области  $\Gamma_1$ ) и пунктирной линией (участок, лежащий на неустойчивой ветви параболы (22)). Линия  $\Sigma$  показана штрих-пунктиром. Двойным штрих-пунктиром обозначена изоклина супершищников. Стрелка указывает направление движения.

Рассмотрим случай, когда  $\Sigma$  пересекает  $\gamma$  в точке  $A_f$ . Тогда, при интегрировании системы в обратном времени с начальными условиями  $D_\Sigma = A_f$ , фазовая точка посетит точки  $D_{\text{spk}}$ ,  $D_0$  и  $\bar{D}$ , а затем – некоторую точку  $D_H$  на линии  $\Sigma$ . При близком расположении  $\Sigma$  и нуль-изоклины супершищников (проходящей через  $A_f$ ) фазовая точка наибольшую часть времени между посещениями  $A_f$  и  $D_H$  находится в области отрицательных (в обратном времени) значений  $\dot{z}$ , следовательно, для  $z$ -координаты точки  $D_H$  выполняется неравенство  $z_H < z_f$ . При дальнейшем интегрировании в обратном времени фазовая точка по спиралевидной траектории асимптотически приближается к  $A_f$ . Таким образом, существует гомоклиническая траектория, и следовательно, применив теорему Шильникова о петле сепаратрисы седлофокуса [9,10,11,12,13], можно установить наличие хаотической динамики (шильниковский хаос).

Режим шильниковского хаоса в модели Розенцвейга-Макартура (рис. 7(а)) обеспечивается, например, следующим набором значений параметров [6]:

$$\zeta = 0,05, \quad \varepsilon = 1, \quad \beta_1 = 0,25, \quad \beta_2 = 0,1, \quad \delta_1 = 0,2, \quad \delta_2 = 0,39.$$

Если условие (30) нарушено, но  $\varepsilon$  имеет величину порядка  $\varepsilon_0$ , то имеет место шильниковский хаос (условия теоремы Шильникова выполнены), но одновременно с ним наблюдается пачечно-импульсная динамика (рис. 7(б)).



**Рис. 7. Траектории на аттракторе**

(а) – Траектория на аттракторе системы (20) в режиме шильниковского хаоса. Цифрой 1 помечен седлофокус, цифрой 2 – петля сепаратрисы седлофокуса.

(б) – Траектория на аттракторе системы (20) в режиме шильниковского хаоса с выраженной пачечно-импульсной динамикой.

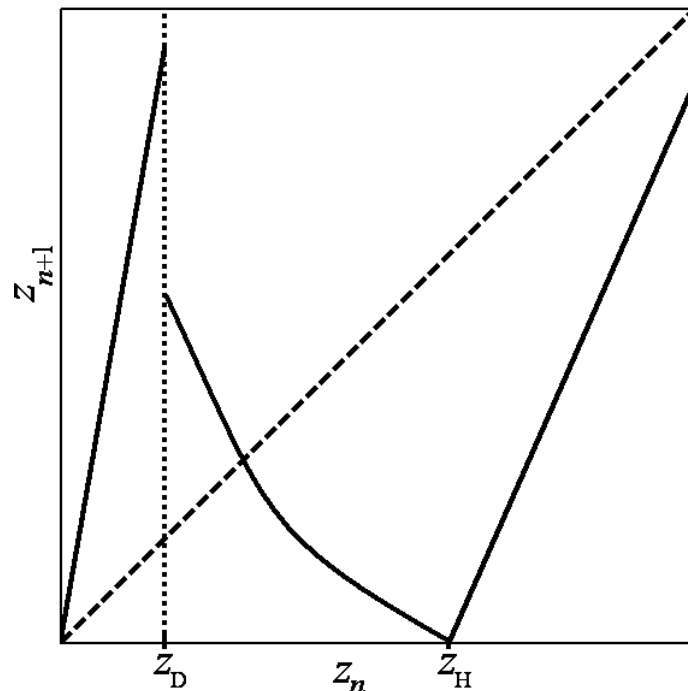
Стрелки указывают направление движения.

Рассмотрим поведение системы в режиме шильниковского хаоса несколько более подробно. Можно видеть, что, в условиях сделанных предположений, линия  $\Sigma_+$  – часть линии  $\Sigma$ , лежащая в области  $z > z_f$  – представляет собой сечение Пуанкаре для системы (29), определяющее отображение последования  $z_i \rightarrow z_{i+1}$ , или  $\pi_s(z): \Sigma_+ \rightarrow \Sigma_+$  ( $z_{i+1} = \pi_s(z_i)$ ). Типичный вид графика отображения  $\pi_s(z)$  [28] показан на рис. 8.

Вблизи нуля  $\pi_s(z)$  возрастает: выходя из начальной точки, фазовая точка пересекает  $\Sigma_-$  (часть  $\Sigma$ , лежащая в области  $z < z_f$ ) и снова возвращается на  $\Sigma_+$ , удалившись от  $A_f$  за один оборот. Начиная с некоторой точки  $z = z_D$ , движение

усложняется: пройдя  $\Sigma_-$ , фазовая точка покидает  $\Gamma_1$ , а затем снова возвращается на  $\Sigma_+$ . То есть, в  $z_D$  график  $\pi_s(z)$  имеет разрыв.

Далее,  $\pi_s(z)$  убывает, поскольку, по мере того, как начальная точка двигается в сторону увеличения  $z$ , точка пересечения фазовой траектории с  $\Sigma_-$  движется в сторону уменьшения  $z$ , следовательно, в ту же сторону движутся точки  $\bar{D}$ ,  $D_0$ ,  $D_{spk}$  и  $D_\Sigma$ . В точке  $z = z_H$   $D_\Sigma$  совпадает с  $A_f$ , то есть  $\pi_s(z_H) = z_f$ .



**Рис. 8** Типичный вид графика отображения  $\pi_s(z)$  [28]

Сплошной линией показан график отображения, штриховая линия обозначает неподвижные точки  $z_{n+1} = z_n$ .

После этого,  $\pi_s(z)$  снова начинает возрастать: покинув  $\Gamma_1$ , фазовая точка возвращается на  $\Sigma_-$ , а оттуда – на  $\Sigma_+$ , и, по мере того, как  $D_\Sigma$  движется в сторону уменьшения  $z$ , точка пересечения продолжения траектории с  $\Sigma_+$  движется в сторону увеличения  $z$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном обзоре рассмотрен пример простой нелинейной системы, демонстрирующей сложную динамику с наличием хаотического аттрактора, включающего зоны медленной динамики, в которых две из трёх фазовых переменных могут считаться параметрами порядка.

Исходная задача представляет собой математическую модель сосредоточенной экосистемы, образованной популяциями трёх видов (жертва, хищник, суперхищник). Предполагается, что последние составляют простейший случай пищевой пирамиды – пищевую цепь, то есть, жертвы являются пищей для хищников, которые, в свою очередь, являются пищей для

суперхищников. Учитываются следующие факторы: мальтузианское размножение жертв и вымирание хищников и суперхищников, внутривидовая конкуренция жертв за ресурсы, хищничество с насыщением (используется трофическая функция Холлинга II типа). В данном виде модель представляет собой систему трёх нелинейных дифференциальных уравнений первого порядка с тремя неизвестными (численности популяций), и носит название модели тритрофной цепи Розенцвейга-Макартура. В зависимости от значений параметров, система может демонстрировать значительное разнообразие динамических режимов. В частности, если характерные величины масс тел особей разных видов различаются по порядку величины, то справедлива гипотеза о различии масштабов времени в трофических системах, и система дифференциальных уравнений является сингулярно возмущённой. В данном конкретном случае, предметом для изучения является режим шильниковского хаоса, для возникновения которого требуется, чтобы характерные времена популяционной динамики хищников и суперхищников совпадали по порядку величины (массы тел хищника и суперхищника сравнимы).

В фазовом пространстве исследуемой системы, работающей в выбранном режиме, выделяются зоны медленной и быстрой динамики. Для описания медленной динамики используется вырожденная система. В зонах медленной динамики фазовая точка проводит наибольшую часть времени, что, фактически, позволяет считать систему двумерной.

Авторы считают своим долгом выразить признательность А. В. Подлазову за полезное и многократное обсуждение.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Г.Г. Малинецкий, А.Б. Потапов. Современные проблемы нелинейной динамики. М.: УРСС, 2002.
2. А.Н. Тихонов. О системах дифференциальных уравнений, содержащих параметры. Избранные труды А.Н. Тихонова. М.: МАКС Пресс, 2001.
3. А.Б. Васильева, В.Ф. Бутузов. Асимптотические методы в теории сингулярных возмущений. М.: Высшая школа, 1990.
4. А.Н. Тихонов, А.Б. Васильева, А.Г. Свешников. Дифференциальные уравнения. М.: Наука, 1980.
5. V. Deng. Food chain chaos due to junction-fold point. *Chaos*, Vol. 11, № 3 (September 2001).
6. V. Deng, G. Hines. Food chain chaos due to Shilnikov's orbit. *Chaos*, Vol. 12, № 3 (2002).
7. V. Deng, G. Hines. Food chain chaos due to transcritical point. *Chaos*, Vol. 13 Volume 13, № 2, (June 2003).
8. V. Deng. Food chain chaos with canard explosion. *Chaos*, Vol. 14, № 4 (December 2004)
9. Л.П. Шильников. Об одном случае существования счётного множества периодических движений. Доклады АН СССР, 1965, том 160, №3.
10. Л.П. Шильников. О существовании счётного множества периодических движений в четырёхмерном пространстве в расширенной окрестности седло-фокуса. Доклады АН СССР, 1967, том 172, №1.
11. Л.П. Шильников. К вопросу о структуре расширенной окрестности грубого состояния равновесия типа седло-фокус. Математический сборник, 1970, том 81, №1.
12. С.П. Кузнецов. Динамический хаос. М.: Физматгиз, 2001.

13. Дж. Гукенхеймер, П. Холмс. Нелинейные колебания, динамические системы и бифуркации векторных полей. М.: УРСС, 2002.
14. Е.М. Izhikevich. Neural Excitability, Spiking and Bursting. International Journal of Bifurcation and Chaos, Vol. 10, № 6 (2000).
15. Д. Гарел, О. Гарел. Колебательные химические реакции. М.: Мир, 1986.
16. А.Х. Найфэ. Методы возмущений. М.: Мир, 1976.
17. И.В. Андрианов, Р.Г. Баранцев, Л.И. Маневич. Асимптотическая математика и синергетика: путь к целостной простоте. М.: УРСС, 2004.
18. Е.Ф. Мищенко, Н.Х. Розов. Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания. М.: Наука, 1975.
19. С.М. Никольский. Курс математического анализа. Т. I: 4-е изд. М.: Наука, 1990.
20. С.А. Ломов. Введение в общую теорию сингулярных возмущений. М.: Наука, 1981.
21. Н.Н. Моисеев. Математические задачи системного анализа. М.: Наука, 1981.
22. Г.Ю. Ризниченко. Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1. Ижевск, НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002.
23. Д.И. Трубецков. Введение в синергетику. Хаос и структуры. М.: УРСС, 2004.
24. А.Д. Базыкин. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.
25. А.М. de Roos. Modeling Population Dynamics. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Population Biology Section, University of Amsterdam, 2004.
26. Ю. Одум. Экология (в двух томах). М.: Мир, 1986.
27. Л.С. Понтрягин. Асимптотическое поведение решений систем дифференциальных уравнений с малым параметром при высших производных. Известия Академии наук СССР, Серия математическая, 21 (1957), стр. 605-626.
28. К.Т. Taylor, В. Deng. Chaotic attractors in one-dimension generated by a singular Shilnikov orbit. International Journal of Bifurcation and Chaos, Vol. 11, № 12 (2001).